



Il polpo e le farfalle

*Appunti di viaggio alle radici biologiche
dell'imitazione*

Saverio Forestiero

1. Imitazione per via ontogenetica e per via filogenetica

Le nozioni di imitazione, mimesi, mimetismo definiscono in biologia una costellazione variegata di fenomeni che possono avere dinamiche e significati biologici anche molto diversi tra di loro, tanto da non essere riconducibili né ad una stessa matrice generativa né ad un medesimo ambito funzionale. Eppure, nonostante questa eterogeneità, tutti i fenomeni mimetici sembrano essere darwinianamente connettibili ad uno o all'altro dei meccanismi adattativi con cui l'evoluzione biologica procede. L'apprendimento attraverso imitazione in certe scimmie, l'imitazione del canto allospecifico in alcuni uccelli (l'uccello lira superbo, per esempio, è capace di imitare non solo le voci di altri animali ma anche i suoni e i rumori artificiali prodotti da macchine e motori; dunque un mimetismo vocale di gran lunga superiore a quello celebre di certi corvidi, dei pappagalli, del tordo beffeggiatore, del merlo indiano, ecc.) e l'imitazione reattiva dell'aspetto del substrato da parte di polpi, di sogliole e di altri animali marini rappresentano tre diverse modalità imitative accomunate dal fatto di poter essere performate da un individuo. Dunque sono tre esempi di imitazione ottenuta per via ontogenetica, in

quanto il mimo in pratica “esegue” l’imitazione di un modello. È ovvio che in questi casi siamo in presenza di un comportamento appreso dove l’imitazione è realizzata in tempo reale secondo una dinamica osservabile da chiunque e caratterizzata da reversibilità. Infatti, spostando opportunamente lo stesso polpo, anche in rapida successione, tra vasche con fondi differenti per natura e tipo di substrato (sabbia o roccia di colori diversi), egli muta d’abito in modo congruo al substrato; ricollocandolo in una vasca già visitata, l’animale torna a produrre la stessa livrea mimetica già espressa precedentemente. In questi esempi di imitazione ottenuta per via ontogenetica entra in gioco l’apprendimento; i mimi sono individualmente capaci di arrivare a copiare il tratto mimeticamente significativo del modello. Modello che potrà essere costituito da un *pattern* visivo o sonoro (o da una sequenza comportamentale di differente natura) presente nel loro ambiente di vita e di cui essi sono capaci di fare esperienza. Naturalmente questa spiccata capacità imitativa è garantita dalla presenza di un sistema nervoso molto complesso sia a livello centrale sia nella struttura degli organi sensoriali. È chiaro che il polpo deve possedere una straordinaria capacità di estrarre dal contesto ambientale tutta l’informazione necessaria a consentirgli il riconoscimento della “forma” (*pattern-gestalt*) da imitare, dunque di quella “struttura significativa” che in un secondo momento l’animale ricodifica e reintroduce nell’ambiente come nuova livrea mimetica. E questo sembrerebbe segnare un punto a favore della posizione idealistica dato che in effetti forse nessun altro vivente prova meglio del polpo l’*esse est percipi* dei filosofi: la realtà del fondo su cui il polpo è posato esiste nella percezione che ne ha il polpo; e noi questo lo sappiamo per vederlo quel fondo riprodotto come immagine ridondante sulla pelle dell’animale. L’abilità del polpo, dunque, non è limitata al solo *pattern recognition*, ma risiede anche nella sua plasticità comportamentale, nel possesso di un dispositivo di generazione del *pattern* che è assolutamente stupefacente per accuratezza e efficacia del prodotto finale: la somiglianza perfetta con il fondo.

Un’utile considerazione da farsi è che sebbene i tre casi di imitazione portati come esempio condividano la stessa modalità processuale ontogenetica e siano fondati sull’apprendimento, essi si

differenziano da un punto di vista del significato biologico: nel caso delle scimmie l'imitazione in quanto apprendimento osservazionale sosterebbe la trasmissione culturale tra individui (il condizionale è d'obbligo dato che lo "scimmiottare" sembra essere una capacità della nostra specie e invece assente negli altri primati), negli uccelli la replica del canto di altre specie sembra collegata alla socialità e alla comunicazione intraspecifica, mentre la mimesi criptica da parte del polpo gli consente di confondersi con il substrato ottenendo un vantaggio sia rispetto ai predatori che alle sue prede potenziali.

La somiglianza mimetica tuttavia può essere conseguita anche attraverso un percorso diverso, non ontogenetico ma filogenetico. In questo secondo caso la somiglianza tra imitatore e cosa imitata, tra mimo e modello, non è ottenuta mediante l'esecuzione, la replica *hic et nunc* del pattern, ma essa è osservabile solo come fatto compiuto, come stato imm modificabile dall'individuo e nell'individuo. Qui la somiglianza rappresenta una condizione statica propria del mimo e di solito copresente in tutti gli altri individui mimetici della stessa specie e della stessa generazione. Esiste dunque una differenza di ordine qualitativo tra il percorso filogenetico e la via ontogenetica all'imitazione. In termini processuali è chiaro che dietro il fatto compiuto della somiglianza mimetica deve comunque esservi un'origine della somiglianza e dunque una dinamica; tuttavia, diversamente da quanto valeva per la mimesi espressa dal polpo, le tappe del processo di produzione e di perfezionamento della somiglianza mimetica non sono osservabili ma possono soltanto essere inferite in sede di ricostruzione storica del processo evolutivo responsabile di quelle tappe. Una dinamica dunque esiste ma è esprimibile non come *performance* del mimo ma come storia evolutiva della specie cui il mimo appartiene. Detto in altro modo la capacità di cambiare aspetto, imitando qualcosa che sta nell'ambiente, è un attributo della specie e la velocità di questo cambiamento va misurata sui tempi lunghi dell'evoluzione; per esempio come numero di generazioni necessarie per realizzare questa somiglianza. Ed è a questo secondo tipo di fenomenologia che appartiene il mimetismo in senso stretto (si tratta del mimetismo criptico e di quello fane-rico o *mimicry* dei quali diremo più avanti): un fenomeno in cui

quello che si osserva è la somiglianza tra due organismi di specie differenti, solitamente insetti, rispetto alla loro morfologia, all'aspetto esteriore, al disegno e alle colorazioni delle loro livree. Una farfalla somigliantissima ad una vespa, due farfalle per niente imparentate tra di loro e tuttavia una copia dell'altra, un insetto che è la replica di una foglia, un altro che imita un rametto secco, ecc. ecc. sono situazioni arcinote di mimetismo e vengono interpretate come strategie di difesa contro la predazione.

2. Mimetismo e adattamento

Illustrare il mimetismo significa andare a toccare con mano il fenomeno dell'adattamento biologico e vedere all'opera i meccanismi della dinamica evolutiva potendone osservare sia la componente genetica (la variazione ereditabile dei pattern mimetici) che quella ecologica (il ruolo dell'ambiente rappresentato innanzitutto dal predatore), e dunque significa potere spiegare anche in dettaglio che cos'è e come funziona la selezione naturale. Si giustifica allora come mai gli studi sul mimetismo rappresentino uno dei primi e ancora oggi uno dei più potenti cavalli di battaglia dell'evoluzionismo darwiniano. La relativa facilità di osservazione del fenomeno mimetico, la sua notevole diffusione tassonomica negli insetti, la possibilità di una sperimentazione sempre più raffinata, il suo prestarsi alla matematizzazione l'hanno promosso a modello di riferimento esemplare per la teoria dell'adattamento biologico.

A questo punto per capire in che modi il mimetismo possa favorire la probabilità di sopravvivenza di un mimo converrà prima fare un passo indietro e tratteggiare un breve profilo delle forme di difesa contro la predazione. Questo, tra l'altro, permetterà di capire che sotto l'etichetta di mimetismo coesistono almeno due ulteriori forme di difesa fondate su due differenti meccanismi di azione. Nel delineare queste strategie difensive descriveremo il teatro ecologico in cui si tiene il nostro dramma evolutivo e ne introdurremo tutti i principali protagonisti rispettivamente nei ruoli di predatore e in quello di preda. Con l'avviso che il ruolo di preda, a seconda del tipo di mimetismo, sarà recitato

da una sola specie o da due o più specie mimetiche.

3. *To ... inform, or not to ... inform – that is the question.*

Le risposte adattative delle prede nei confronti del predatore sono categorizzabili in due diversi insiemi: da una parte vi sono meccanismi come la fuga, la minaccia e la deviazione dell'attacco che scattano solo in presenza di un predatore, dall'altra si trovano il *criptismo* e l'*aposematismo*, difese che per così dire sono sempre attive, sempre in funzione. Nell'*aposematismo* c'è l'emissione di un segnale di avvertimento (*pattern* aposematico) associato ad un certo grado di tossicità o di incommestibilità (esempio di livrea aposematica è quella della vespa che è infatti facilmente riconoscibile per il tipico bandeggio giallo e nero dell'addome e viene temuta per la sua capacità di offesa tramite il pungiglione); mentre nel *criptismo* (o *mimetismo criptico*) la difesa è invece basata sull'assenza di emissione di segnali *tout court*. L'imitazione del fondo da parte del polpo è l'esempio paradigmatico di *mimetismo criptico* in cui non essendovi alcuno stacco tra figura e sfondo non può esservi percezione da parte di un potenziale predatore a vista. Parliamo di predatori che cercano le loro prede attraverso la vista perché di norma l'*aposematismo* e il *mimetismo criptico* riguardano segnali di tipo visivo, raramente di natura acustica o gustativo-olfattiva. Potremmo schematizzare la differenza tra *aposematismo* e *criptismo* in termini di teoria delle comunicazioni dicendo che il *pattern* criptico viene selezionato in modo da diminuire il rapporto tra segnale e rumore: il rumore è perciò molto più forte del segnale. In queste condizioni in pratica non viene data nessuna informazione. Il *criptismo* può essere raggiunto per via ontogenetica come nel caso del polpo, oppure può essere dato per via filogenetica come avviene per esempio per l'insetto stecco che somiglia ad un rametto o alla farfalla che si confonde con una foglia secca o a quella che imita dei licheni, ecc.. Nei casi di imitazione per via filogenetica l'abilità del mimo consiste nella scelta della "giusta" superficie su cui sostare; un errore può costargli la vita.

Le cose vanno diversamente nell'*aposematismo*: il *pattern* aposematico (difesa + segnale di avvertimento solitamente affidato a combinazioni brillanti e vistose di rosso, giallo, bianco, nero)

viene selezionato in modo da massimizzare il rapporto tra segnale e rumore. Come a dire che nell'aposematismo il segnale tende ad essere forte e chiaro e quindi è portatore di informazione. L'aposematismo viene ottenuto per via filogenetica.

4. Dall'aposematismo al mimetismo fanerico (*mimicry*)

Sebbene il criptismo possa essere molto altamente protettivo, tuttavia esso non è un adattamento perfetto (nessun adattamento è mai veramente perfetto, neanche in teoria) innanzitutto per il fatto che comunque sia esso è efficace solo se l'animale rimane immobile. E questa condizione non può essere mantenuta a lungo: un animale ha continuamente bisogno di muoversi per cercare il cibo, il partner, l'habitat giusto, ecc. Inoltre in certi insetti le colorazioni criptiche (di norma sobrie) confliggono con la necessità di esibire vistosi pattern alari durante il corteggiamento, particolarmente nelle specie con uno spiccato dimorfismo sessuale. In certe farfalle può allora accadere che le superfici alari abbiano un diverso destino cromatico: la pagina superiore è vistosamente colorata e reca segnali coinvolti nella scelta sessuale, quella inferiore è invece modestamente colorata e facilita il sottrarsi alla vista dei predatori.

La difesa contro i predatori può però avvalersi di un'ulteriore forma di adattamento conosciuta come mimetismo fanerico (*mimicry* per gli autori anglosassoni): ovvero imitazione da parte di un mimo di un segnale di avvertimento emesso da un modello aposematico. Nella *mimicry* si realizza la somiglianza tra due (o più) specie vistose delle quali almeno una è incommestibile (ovvero, più in generale, è protetta in quanto aposematica) ed è perciò riconosciuta ed evitata dai potenziali predatori.

Prima di proseguire è bene sottolineare un'altra differenza tra *mimicry* e aposematismo. Per avere aposematismo (così come per il criptismo) bastano due sole specie: il predatore e la preda aposematica (oppure criptica); la *mimicry* implica, invece, almeno un *ménage a trois*: il predatore, il modello aposematico, il mimo. Il dramma evolutivo della *mimicry* è molto più complicato delle vicende dell'aposematismo sia sul piano evolutivo che su

quello ecologico. Per averne un'idea cominciamo con il chiederci come possa originarsi l'aposematismo per esempio negli insetti e come da esso possa poi svilupparsi la *mimicry* e, infine, che cosa possiamo imparare dall'intera fenomenologia.

Per rispondere alla prima domanda bisogna partire da un'osservazione sugli insetti aposematici. Nella stragrande maggioranza dei casi gli insetti aposematici si nutrono di vegetali, sono cioè fitofagi. Ma nonostante l'enorme quantità di massa vegetale della biosfera, l'accesso alla risorsa vegetale è ostacolato dal fatto che le piante hanno eretto potenti barriere fisiche e biochimiche contro i fitofagi, sicché per potersi nutrire dei vegetali, i fitofagi come sono, per esempio, i bruchi delle farfalle hanno dovuto superare queste barriere. Prendiamo le barriere rappresentate dai composti metabolici che le piante sintetizzano e che sono tossici per i bruchi. Per esempio quando un bruco, grazie al possesso di certi enzimi, riesce a detossificare questi composti allora egli può nutrirsi della pianta. La detossificazione però può anche essere dovuta al fatto che il bruco sequestra il composto tossico isolandolo in appositi comparti cellulari. Il bruco si nutre e si accresce, fa la muta, si nutre ancora e si accresce; intanto la concentrazione della sostanza tossica cresce con il bruco e la farfalla che dal bruco deriva conterrà quel composto nei suoi tessuti. Mettiamo che la farfalla sia appariscente; è possibile: a questo punto un uccello predatore insettivoro ancora ignaro si troverà di fronte una preda aposematica. Potrà assaggiare l'insetto, basta anche una leggera stretta di becco sull'addome (lo si osserva spessissimo in laboratorio, e tante volte l'insetto resta illeso, perfettamente vitale). Subito scatta la punizione: i tessuti dell'insetto rilasciano la sostanza, che è amara e induce il vomito. Probabilmente l'uccello collegherà la punizione all'aspetto complessivo della farfalla e lo memorizzerà tanto più facilmente quanto più la livrea della farfalla è vistosa e colorata (lo si può dimostrare per via sperimentale). Negli incontri successivi il predatore può imparare ad evitare di attaccare la farfalla aposematica anche solo dopo due o tre incontri. Detto in astratto: la storia termina con l'apprendimento da parte del predatore del pattern aposematico.

Ed è proprio questa nozione di pattern aposematico che fa da cerniera tra aposematismo e *mimicry*. L'uccello insettivoro evita

di attaccare la specie di farfalla in possesso di quel certo pattern aposematico e tutte le altre farfalle che possiedono una simile colorazione di avvertimento. Nel fenomeno del mimetismo fanerico, o *mimicry*, si definiscono mimi proprio quelle specie (nel nostro caso sono farfalle) che condividono con il modello lo stesso pattern. Tali farfalle possono essere del tutto commestibili, ed allora il mimetismo si dirà “batesiano”, ma possono anche essere a loro volta protette (cioè essere anch’esse aposematiche) ed il mimetismo verrà detto di tipo “mulleriano”.

L’efficacia del mimetismo batesiano, oltre che dipendere dalla bontà dell’imitazione (cioè dal grado di somiglianza mimetica tra mimo commestibile e modello aposematico) e dalla velocità con cui il predatore impara ad evitare il pattern aposematico, dipende in modo complesso dalle frequenze demografiche relative di mimi e modelli. In effetti la numerosità della popolazione della farfalla che fornisce il modello aposematico e quella della specie imitatrice sono collegate dinamicamente l’una all’altra. E questo anche con risultati controintuitivi, perché l’imitazione batesiana funziona fintantoché il rapporto di frequenza tra modelli e mimi è molto a favore dei modelli; il guadagno mimetico diminuisce quanto più abbondanti vanno facendosi i mimi rispetto ai modelli. Agisce in questo caso una particolare forma di selezione detta proprio “dipendente da frequenza”.

La *mimicry* mulleriana rappresenta una sorta di raffinamento del mimetismo batesiano perché le due specie, entrambe protette (e perciò non più distinguibili in mimo e modello ma appellate “co-mimi”), si spartiscono la quantità di individui da sacrificare all’apprendimento del pattern aposematico da parte del predatore.

Ovviamente in natura le cose sono molto più complicate, tanto è vero che il mimetismo batesiano e quello mulleriano sono interpretati come i due estremi di una situazione ad alta complessità definita “catena mimetica batesiano-mulleriana” formata da una combinazione di specie caratterizzate da un gradiente di tratti mimetici sia batesiani sia mulleriani.

Naturalmente tutto quello che abbiamo fin qui raccontato è solo una parte molto semplificata della storia dell’imitazione, ma dimostra come nel caso della difesa contro la predazione l’imita-

zione criptica e quella aposematica siano entrambe strategie di enorme successo, benché del tutto alternative. Nel criptismo al nemico non vengono date informazioni, nella *mimicry* vengono date spesso informazioni false e fuorvianti rispetto all'identità dell'emittente. Sembra di poter dire che antagonismo, cooperazione, inganno e manipolazione della comunicazione interspecifica assolvano nella *mimicry* ad una funzione di sopravvivenza. Per concludere, tuttavia, vorrei osservare come il problema scientifico dell'imitazione non stia tanto nell'interrogarsi sul modo in cui il vero e il falso sono giocati nei fenomeni mimetici, quanto piuttosto nel capire quale possa essere la genesi e il valore operativo dell'informazione veicolata dagli enunciati mimetici. Forse non è inopportuno ricordare come gli studi sul mimetismo abbiano dato molte indicazioni sull'esistenza e la diffusione in natura dei fenomeni coevolutivi, perché è stato chiarito che in moltissimi casi il perfezionamento del pattern mimetico a opera del predatore (perfezionamento ottenuto come controselezione delle varianti meno somiglianti al modello – mimi imperfetti) rappresenta un vantaggio per i mimi che si ripercuote positivamente sullo stesso predatore.